BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION BIMESTRIELLE

zoologie

242

N° 340 NOVEMBRE - DÉCEMBRE 1975

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Le *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, revue bimestrielle, paraît depuis 1895 et publie des travaux originaux relatifs aux diverses branches de la Science.

Les tomes 1 à 34 (1895-1928), constituant la 1re série, et les tomes 35 à 42 (1929-1970), constituant la 2e série, étaient formés de fascicules regroupant des articles divers.

A partir de 1971, le *Bulletin* 3e série est divisé en six sections (Zoologie — Botanique — Sciences de la Terre — Sciences de l'Homme — Sciences physico-chimiques — Écologie générale) et les articles paraissent, en principe, par fascicules séparés.

S'adresser :

— pour les **échanges**, à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 9062-62) ;

— pour les **abonnements** et les **achats au numéro,** à la Librairie du Muséum 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 17591-12 — Crédit Lyonnais, agence Y-425) ;

— pour tout ce qui concerne la **rédaction**, au Secrétariat du *Bulletin*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

Abonnements pour l'année 1975

ABONNEMENT GÉNÉRAL : France, 440 F ; Étranger, 484 F.

ZOOLOGIE : France, 340 F ; Étranger, 374 F.

SCIENCES DE LA TERRE : France, 90 F ; Étranger, 99 F.

BOTANIQUE : France, 70 F ; Étranger, 77 F.

ÉCOLOGIE GÉNÉRALE : France, 60 F ; Étranger, 66 F.

SCIENCES PHYSICO-CHIMIQUES : France, 20 F ; Étranger, 22 F.

International Standard Serial Number (ISSN) : 0027-4070.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
3e série, nº 340, novembre-décembre 1975, Zoologie 242

Étude quantitative de l'organisation et de la variabilité intraspécifique des principales subdivisions encéphaliques chez deux Poissons Téléostéens : *Labrus bergylta* Ascanius, 1767, et *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758

par Jean-Marc Ridet *

Résumé. — L'étude quantitative des principales subdivisions encéphaliques de deux espèces de Poissons Téléostéens, *Labrus bergylta* Ascanius et *Cyprinus carpio* Linné, a été réalisée sur huit individus de chaque espèce extraits d'un échantillonnage. La moitié des individus est prise au voisinage immédiat de la droite d'allométrie Pe/Ps (AMR), les autres parmi ceux qui en sont le plus éloignés. Il n'y a pas d'asymétrie marquée chez ces deux espèces. Le coefficient de rétraction déterminé par l'étude des volumes frais, et dû aux manipulations histologiques, est proche de 1,8. L'étude allométrique des volumes « frais » laisse apparaître une disharmonie de croissance des diverses structures étudiées ; ceci est confirmé par le calcul des volumes relatifs chez un « adulte » théorique (sexuellement mûr) et chez le plus petit individu théorique de l'échantillonnage (cette étude a également été entreprise chez *Salmo gairdneri* Richardson à partir des résultats précédemment obtenus par Ridet, Diagne, Bauchot et Platel en 1974). L'étude de l'organisation générale de l'encéphale de *S. gairdneri*, *L. bergylta* et *C. carpio* laisse apparaître de grandes variations qui sont dues soit au comportement alimentaire (au niveau du rhombencéphale), soit au milieu ambiant (mésencéphale), soit enfin au niveau évolutif des espèces étudiées (télencéphale et diencéphale). La variabilité moyenne calculée à partir des indices à poids somatique constant est de 19,1 % et sera utilisée dans des études futures de neuroanatomie comparée des Téléostéens.

Abstract. — A quantitative study of the principal brain subdivisions of two Teleost species, *Labrus bergylta* Ascanius and *Cyprinus carpio* Linnaeus, was carried out on 8 specimens of each species, extracted from a sample of animals. Half of these animals were taken from the immediate proximity of the brain weight/body weight allometric line (Reduced Major Axis) ; the remaining animals were selected from those that showed the widest deviation from this line. There is no evident asymmetry in these two species. The study of fresh volumes gives a retraction coefficient (following the histological procedures) near 1,8. The allometric study of fresh volumes shows very important disparities of growth in the studied encephalic structures ; this observation is ratified by calculation of relative volumes in theoric « adult » (mature) and in the smallest theoric specimen of the sample ; this study has also been carried out on *Salmo gairdneri* Richardson, from results previously obtained by Ridet, Diagne, Bauchot et Platel (1974). The study of the general encephalic organization on *S. gairdneri*, *L. bergylta* and *C. carpio* shows important variations which are caused by environment (in midbrain), feeding behavior (in hindbrain) or level of evolution (in forebrain) in studied species. The average value of the variability calculated

* *Laboratoire d'Anatomie comparée, Université Paris 7, 2, place Jussieu, 75221 Paris Cédex 05.*

from the isoponderal indices is equal to 19,1 % and will be used in future studies of comparative neuroanatomy in the Teleost fishes.

Zusammenfassung. — Die quantitative Untersuchung der Hauptabschnitte des Gehirns von zwei Arten von Knochenfischen, *Labrus bergylta* Ascanius und *Cyprinus carpio* Linné wurde durchgeführt an 8 Tieren jeder Art, die aus einer größeren Stichprobe ausgewählt wurden. Die Hälfte dieser Tiere wurden aus der unmittelbaren Nachbarschaft der Allometrie-Geraden Pe/Ps (AMR) genommen, die anderen von solchen, die davon möglichst weit entfernt sind. Es gibt keine deutliche Asymmetrie zwischen den beiden Arten. Der Korrekturfaktor, der sich aus dem Vergleich der frischen Volumina mit jenen nach der histologischen Manipulation ergibt, liegt bei 1,8. Die allometriche Untersuchung der « frischen » Volumina weist auf Unterschiede im Wachstum der verschiedenen untersuchten Strukturen hin. Diese wurden bestätigt durch die Berechnung der relativen Volumina eines theoretisch « erwachsenen » (sexuell reifen) und des theoretisch kleinsten Individuums jeder Stichprobe (diese Untersuchung wurde ebenfalls bei *Salmo gairdneri* Richardson durchgefürt, nach vorligenden Daten von Ridet, Diagne, Bauchot und Platel, 1974). Die Untersuchung über den allgemeinen Aufbau des Gehirns von *S. gairdneri*, *L. bergylta* und *C. carpio* ergeben große Unterschiede, die sowohl bedingt sind durch die Art der Ernährung (im Bereich des Rhombencephalon) als auch der Umwelt (Mesencephalon) sowie schließlich durch das Niveau der Evolution der untersuchten Arten (Telencephalon und Diencephalon). Die mittlere Variabilität, die mit den Indices für konstantes Körpergewicht berechnet wurde, liegt bei 19,1 % und wird zukünftigen vergleichbaren Untersuchungen der Neuroanatomie an Knochenfischen zugrunde gelegt werden.

Introduction

Bauchot et Stephan (1968), Stephan et Pirlot (1970) ont mis en évidence chez les Mammifères une liaison étroite entre les caractéristiques biologiques et l'importance de divers noyaux encéphaliques. Or, on admet aujourd'hui qu'il existe entre 19 135 et 20 980 espèces d'Ostéichtyens, pour la plupart des Téléostéens (Cohen, 1970), et lorsqu'on connaît les énormes différences qui apparaissent dans le mode de vie de ces poissons tant du point de vue morphologique et fonctionnel (type de nage, forme du corps) qu'écologique (poissons marins ou dulçicoles, benthiques ou pélagiques...) ou éthologique (régime alimentaire, mode de capture, comportement social, émission de sons...), on peut supposer que d'immenses perspectives s'ouvrent dans le domaine de la neuroanatomie quantitative comparée appliquée aux Téléostéens.

La présente étude s'ajoute à celle qui a été entreprise chez la Truite arc-en-ciel, *Salmo gairdneri* Richardson (Ridet, Diagne, Bauchot et Platel, 1974), et devrait permettre la mise au point définitive d'une méthodologie applicable à de futures recherches de neuroanatomie quantitative chez les Poissons Téléostéens. Ainsi, l'étude de l'organisation quantitative de l'encéphale de *Labrus bergylta* et de *Cyprinus carpio* constitue la première étape de l'étude des variations interspécifiques des principales subdivisions encéphaliques. Le travail effectué sur *S. gairdneri* avait mis en évidence une variabilité des volumes encéphaliques de l'ordre de 18 %, bien supérieure à celle que constatèrent Bauchot et Platel (1971) chez un Reptile Scincidé. La recherche d'une telle variabilité chez ces deux espèces permettra de calculer une variabilité moyenne valable pour tous les Téléostéens étudiés.

Liste des abréviations utilisées

b.o. : bulbe olfactif
c.a. : commissure antérieure
Cer. : Cervelet
c.p. : commissure postérieure
Dien. : Diencéphale
hypo. : hypophyse
l.i.hyp. : lobe inférieur de l'hypothalamus
l.f. : lobe facial
l.v. : lobe vagal
M.a. : Moelle allongée
M.e. : Moelle épinière
Mes. : Mésencéphale
n.r. : *nucleus rotondus*
re.p. : récessus préoptique
s.v. : sac vasculaire
teg. : *tegmentum*
Tel. : Télencéphale
Tel.p.d. : Télencéphale *pars dorsalis*
Tel.p.v. : Télencéphale *pars ventralis*
t.l. : tore longitudinal
t.m. : *tectum mesencephalicum*
t.o. : tractus optique
v.c. : valvule cérébelleuse

Matériel et méthodes

1. Choix des espèces étudiées

Le calcul de la variabilité tel qu'il a été effectué chez la Truite arc-en-ciel (Ridet, Diagne, Bauchot et Platel, 1974) nécessite un échantillonnage qui présente une grande amplitude de poids encéphaliques et par conséquent de poids somatiques. Les échantillons de *L. bergylta* et de *C. carpio* présentent ces avantages :

	L. bergylta		*C. carpio*	
	Ps(g)	Pe(g)	Ps(g)	Pe(g)
le plus petit :	2,1	0,041	27,1	0,181
le plus gros :	2090,0	1,170	1435,1	1,291

De plus ces espèces sont systématiquement éloignées ; de ce fait, une comparaison des volumes des diverses structures encéphaliques pourra être faite en fonction de la phylogénie.

La Carpe, *Cyprinus carpio* L., selon la classification de Greenwood, Rosen, Weitzman et Myers (1966), appartient au super-ordre des Ostariophyses (caractérisé par la présence de l'organe de Weber, dérivé des premières vertèbres troncales qui, soudées entre elles, unissent la paroi antérieure de la vessie natatoire à un diverticule endolymphatique de l'oreille) considéré comme peu évolué, à l'ordre des Cypriniformes et à la famille des

Cyprinidés. *Labrus bergylta* Asc., la grande Vieille, appartient au super-ordre des Acanthoptérygiens (caractérisé par des nageoires pelviennes ramenées en avant au niveau des pectorales, des rayons épineux aux nageoires, et une vessie natatoire close ou absente) considéré comme évolué, à l'ordre des Perciformes et à la famille des Labridés. Notons aussi que la Carpe est un poisson d'eau douce alors que la Vieille est un poisson marin.

Les Carpes de notre échantillon sont des Carpes « miroir » (peau nue avec seulement quelques rangées de grosses écailles) qui proviennent de la pisciculture de Saint-Viâtre (Loir-et-Cher). La Carpe vit dans les eaux stagnantes ou à courant lent avec fond vaseux et végétation dense ; animal polyphage, la Carpe se nourrit de larves d'insectes, de vers, mollusques, graines, algues et même occasionnellement de grenouilles et d'alevins. *C. carpio* est sexuellement mûr à l'âge de 3-4 ans pour un poids de 300 à 1 000 g (Muus et Dahlström, 1968). Les Vieilles proviennent pour moitié de la station biologique de Concarneau et pour moitié de la station de biologie marine de Roscoff (Finistère). C'est un poisson des côtes rocheuses européennes qui vit à une profondeur variant de 5 à 30 m, dans les herbiers ; la Vieille se nourrit essentiellement de mollusques et de petits crustacés. *Labrus*

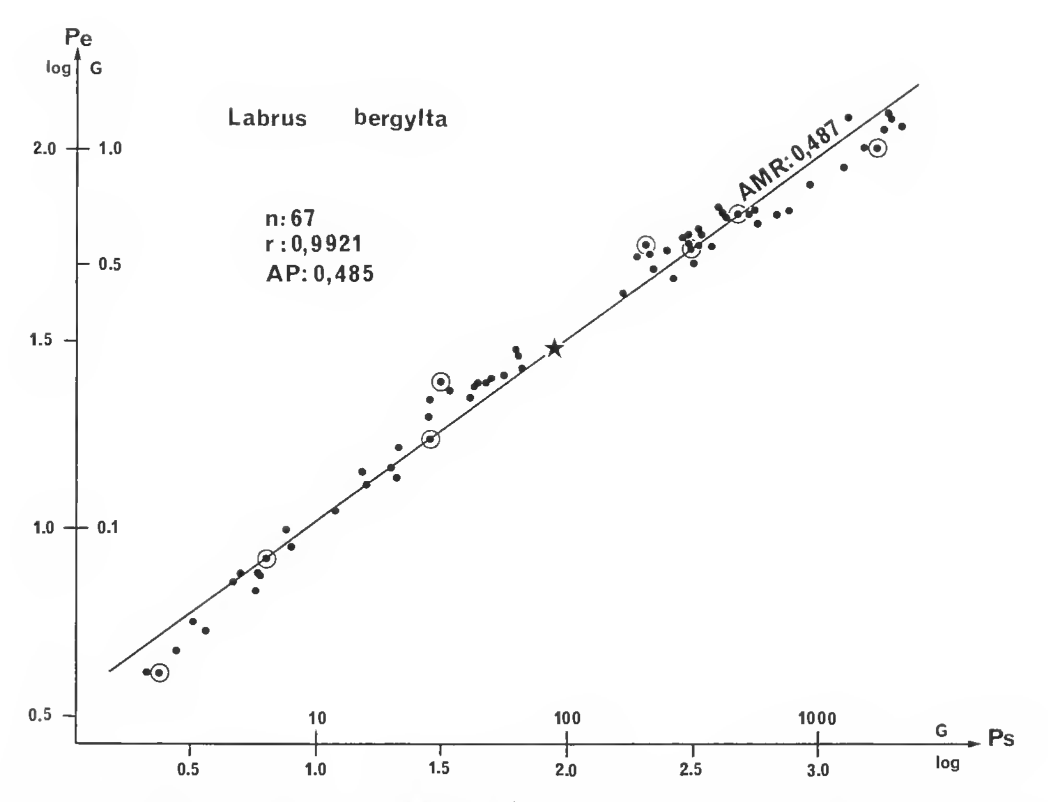


Fig. 1. — Corrélation encéphalo-somatique (Pe/Ps) chez *L. bergylta* ; coordonnées logarithmiques. n : nombre d'individus composant l'échantillon ; AMR : axe majeur réduit ; AP : axe principal de l'élipse de distribution ; r : coefficient de corrélation. Le centre de gravité est indiqué par une étoile. Les points entourés d'un cercle indiquent les 8 spécimens choisis.

bergylta est sexuellement mûr lorsqu'il atteint une taille de 20 cm et un poids de 200 à 300 g (d'après Muus et Dahlström, 1968).

Rappelons que, chez les animaux à croissance continue, la maturité sexuelle est considérée comme définissant l'état adulte.

2. Choix des spécimens

La première étape consiste en l'analyse statistique des échantillons de *Labrus bergylta* (n = 67) et de *Cyprinus carpio* (n = 80) ; les rapports entre poids somatique et poids encéphalique ont été étudiés en coordonnées logarithmiques suivant la méthode employée chez *Salmo gairdneri* (Bauchot, Platel, Ridet et Thireau, 1973). Pour calculer la pente de la droite autour de laquelle se distribuent les points figuratifs des deux échantillons, l'axe majeur réduit de Tessier (1948) (rapport des écarts-type des deux variables si l'on admet que ces variables sont indépendantes) a été retenu (fig. 1 et 2). Le coefficient de corrélation r qui traduit l'étroitesse des relations fonctionnelles liant les deux variables, a également été calculé.

A partir de cette analyse, huit individus ont été retenus pour chacune des deux espèces : quatre individus correspondent aux points représentatifs qui sont sur la droite d'allométrie

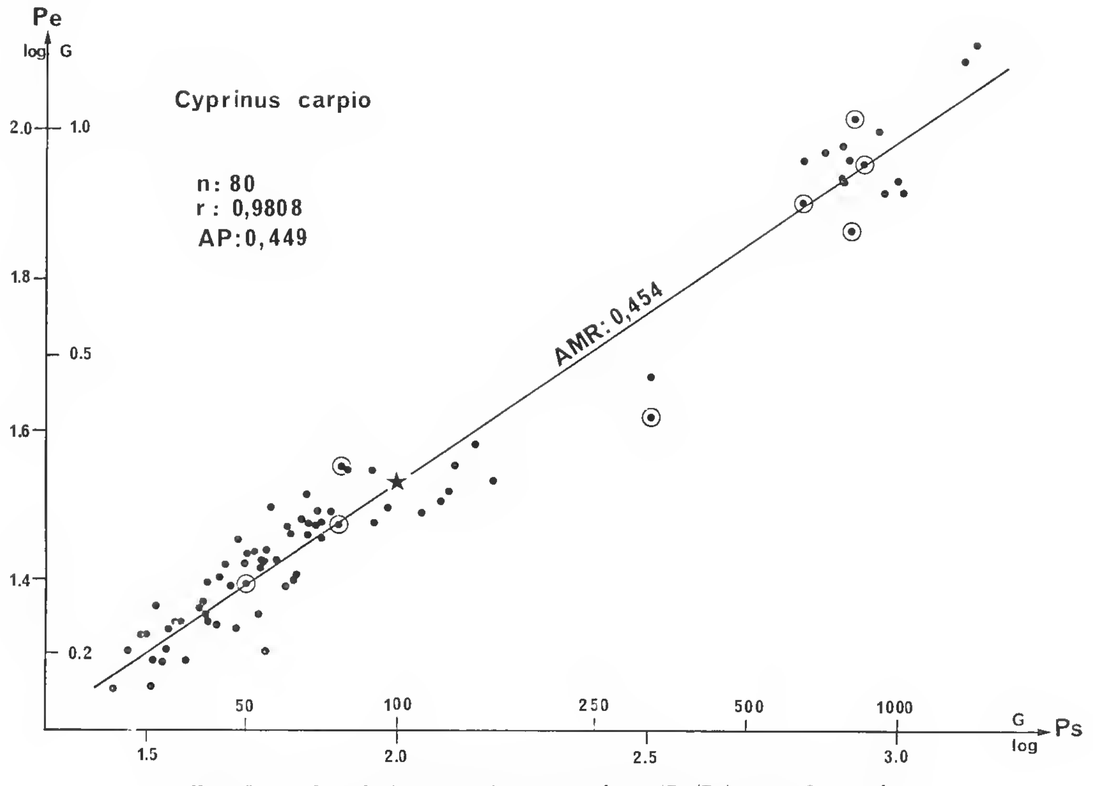


Fig. 2. — Corrélation encéphalo-somatique (Pe/Ps) chez *C. carpio*.
Mêmes conventions que pour la figure 1.

ou dans son voisinage immédiat (lot 1), les quatre autres sont choisis parmi les plus éloignés de la droite (lot 2). Ce choix a été fait selon la méthode employée chez *Salmo gairdneri* (Ridet, Diagne, Bauchot et Platel, 1974), c'est-à-dire en calculant l'indice $\frac{b}{b^o}$ où b^o représente l'ordonnée à l'origine de la droite d'allométrie et b l'ordonnée à l'origine de la droite parallèle à la droite d'allométrie qui passe par chacun des points. L'indice $i = \frac{b}{b^o}$ mesure la distance du point considéré à la droite (il est égal à l'unité quand le point est sur la droite, inférieur à l'unité s'il est en dessous de la droite, supérieur si le point est au-dessus de la droite). De plus, les spécimens du lot 2 ont été choisis de façon que deux d'entre eux soient situés au-dessus de la droite et deux en dessous ; enfin, quatre des points ont été sélectionnés parmi les individus les plus petits, les quatre autres parmi les plus gros (considérés comme « adultes »).

Cet échantillonnage permettra d'étudier la variabilité au niveau de chaque structure encéphalique.

Chez *Labrus bergylta*, l'axe majeur réduit (AMR) est de 0,487 ; chez *Cyprinus carpio*, l'axe majeur réduit est de 0,454. L'échantillon de *L. bergylta* a été complété (n = 67 au lieu de n = 51) après la publication des premiers résultats (Ridet, 1973), alors que la valeur de l'AMR reste la même pour *C. carpio*. Ces valeurs sont très voisines de celle qui avait été obtenue chez *Salmo gairdneri* (0,489) (Bauchot, Platel, Ridet et Thireau, 1973) et de celles de plusieurs autres espèces de Téléostéens (entre 0,403 et 0,500) (Ridet, 1973).

Tableau I. — Caractéristiques pondérales des individus étudiés.

Lot	N° de protocole	Ps(g)	Pe(g)	i
		Labrus bergylta		
	1	6,3	0,084	0,9989
1	2	28,2	0,172	0,9905
	3	302,2	0,550	0,9960
	4	450,0	0,666	0,9909
	5	2,3	0,041	0,7993
2	6	31,0	0,241	1,3249
	7	204,0	0,563	1,2360
	8	1700,0	1,006	0,7703
		Cyprinus carpio		
	1	50,0	0,248	1,0006
1	2	76,3	0,299	0,9968
	3	641,0	0,795	1,0075
	4	858,0	0,899	0,9988
	5	77,1	0,355	1,1771
2	6	319,7	0,468	0,8128
	7	801,0	0,727	0,8330
	8	827,0	1,027	1,1162

La représentation graphique des droites d'allométrie (fig. 1, 2) permet également de situer les spécimens choisis pour l'étude de la variabilité (ces individus sont entourés d'un cercle). Le tableau I donne les caractéristiques pondérales de ces individus ainsi que l'indice $i = \frac{b}{b^o}$ dont le calcul a, en partie, justifié notre choix.

3. Méthodes d'étude et unités structurales retenues

La technique mise au point par Bauchot (1963, 1966) a été largement développée au cours de l'étude du Scinque (Bauchot et Platel, 1971) et de *Salmo gairdneri* (Ridet, Diagne, Bauchot et Platel, 1974). Un rappel très bref sera donc amplement suffisant. L'encéphale, fixé au picroformol de Bouin puis inclus dans la paraffine, est coupé transversalement à 10 µm d'épaisseur puis coloré au violet de crésyl (méthode de Nissl). Pour chaque encéphale, on retient 50 niveaux équidistants ; le premier niveau correspond à la première coupe sur laquelle les hémisphères cérébraux sont représentés. En effet, il est impossible de prendre le premier niveau à l'origine des bulbes olfactifs, car ces derniers sont sessiles ou pédonculés chez les Téléostéens comme le montre la figure 3. Quand les bulbes olfactifs sont pédonculés comme chez la Carpe, ils sont rabattus vers l'arrière au moment de l'inclusion. La mesure des volumes se fait par la méthode des photogrammes et des pesées.

Nous avions retenu, lors de l'étude de *Salmo gairdneri*, un certain nombre de structures encéphaliques, que nous avons conservées dans le présent travail. Rappelons-les brièvement : bulbes olfactifs, *pars dorsalis* et *pars ventralis* du télencéphale, diencéphale,

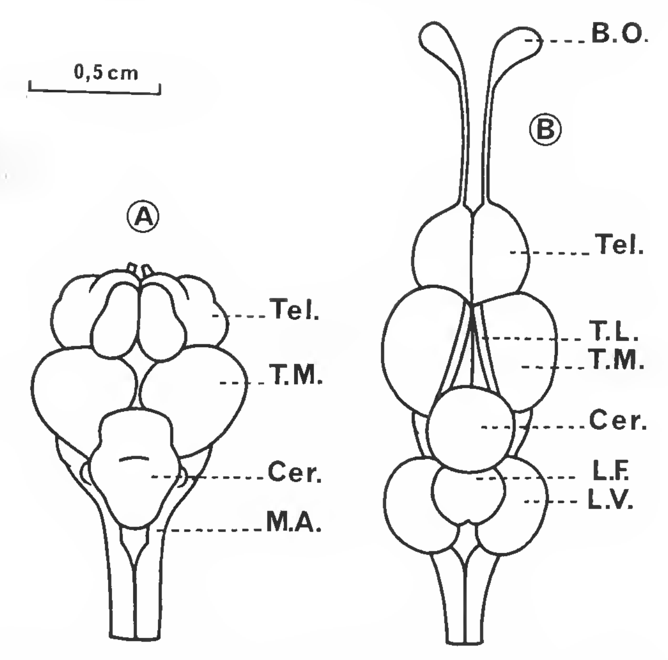


Fig. 3. — Schémas en vue dorsale des encéphales de *L. bergylta* (A) et de *C. carpio* (B).

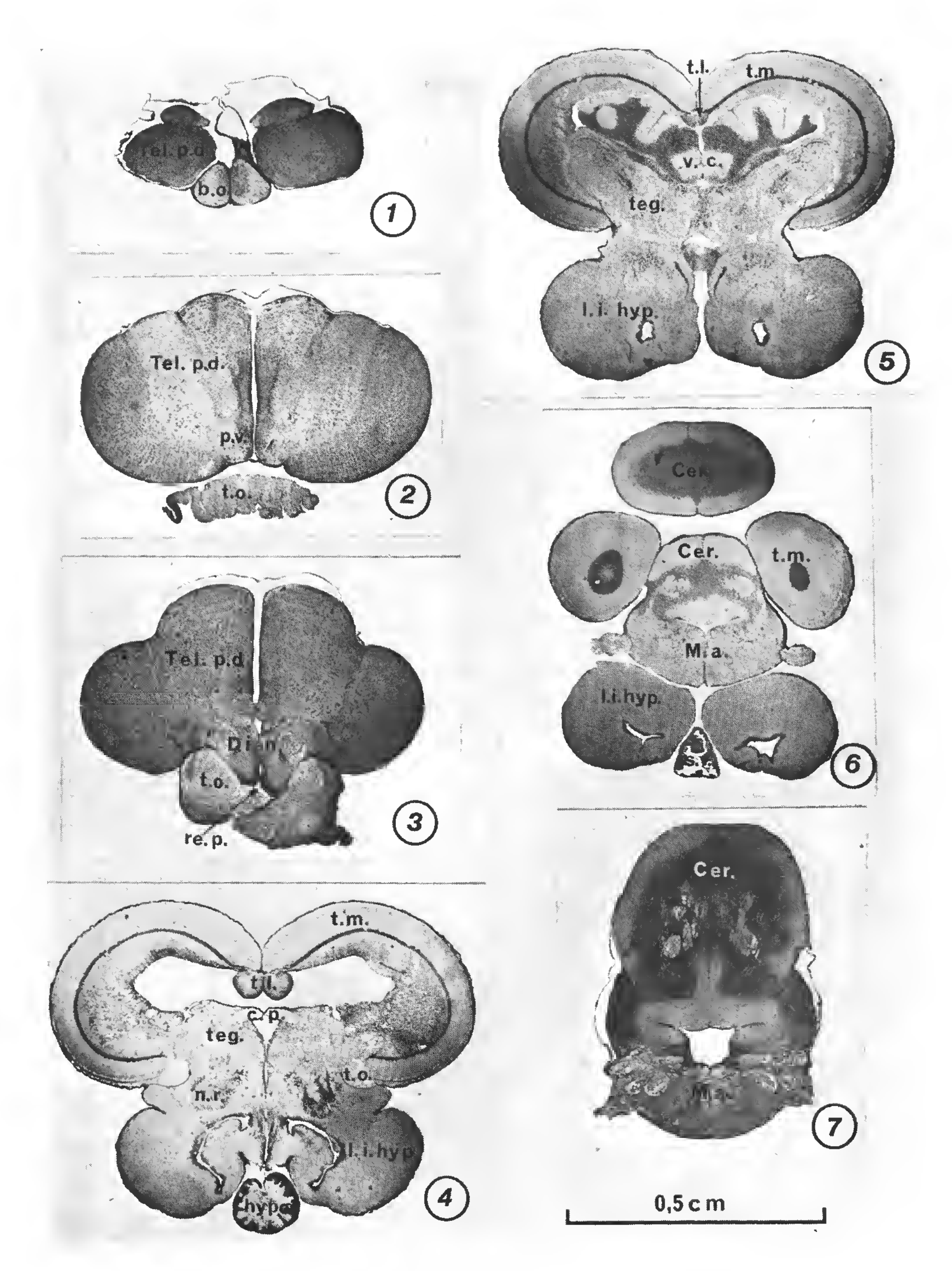


PLANCHE I

Photomicrographie de quelques niveaux transversaux de *Labrus bergylta*. Violet de Crésyl.
1-2, télencéphale ; 3, télencéphale-diencéphale ; 4-5, diencéphale-mésencéphale ; 6-7, rhombencéphale.

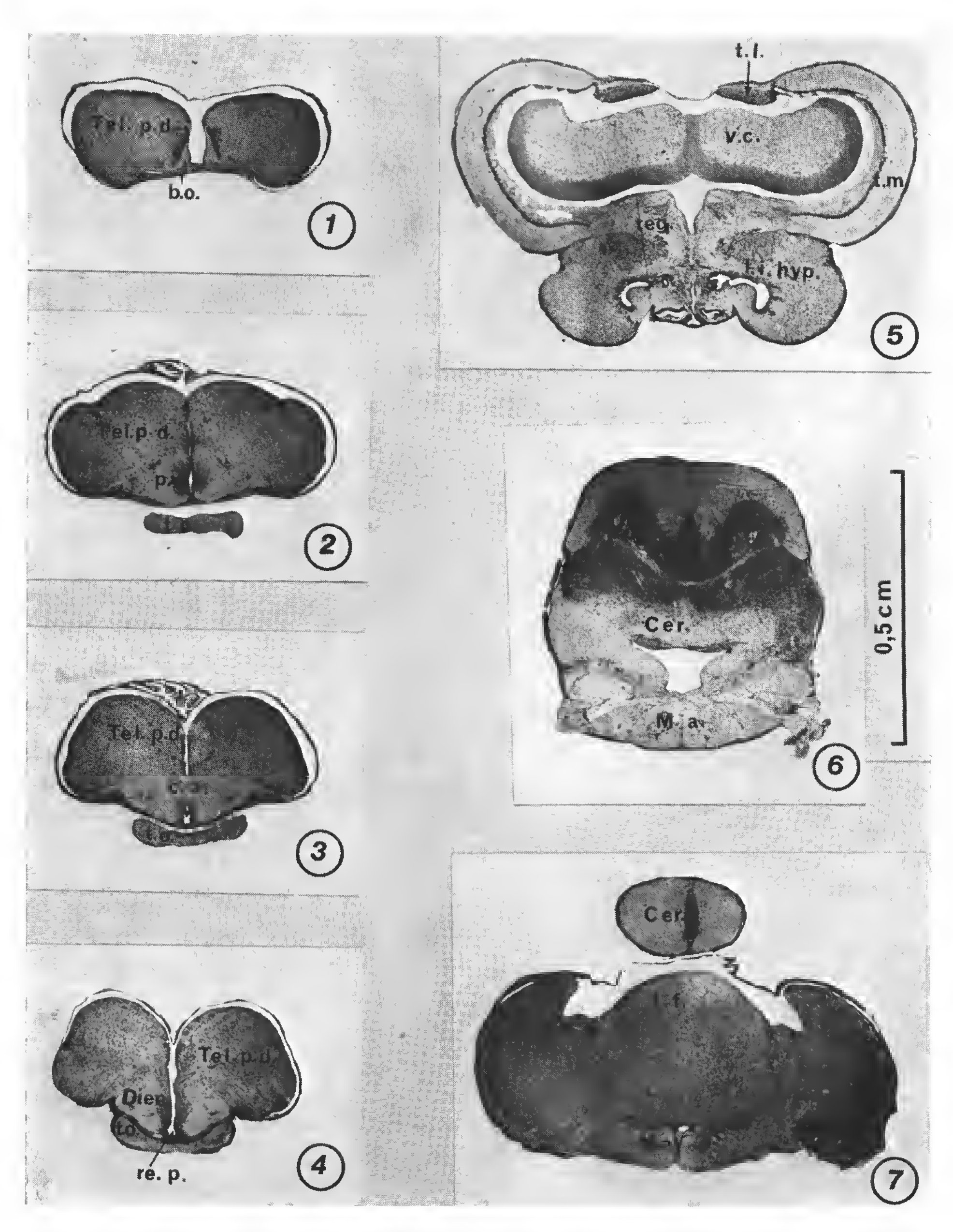


PLANCHE II

Photomicrographies de quelques niveaux transversaux de *Cyprinus carpio*. Violet de Crésyl. 1-2-3, télencéphale ; 4, télencéphale-diencéphale ; 5, diencéphale-mésencéphale ; 6-7, rhombencéphale.

mésencéphale (*tectum mesencephalicum*, tores longitudinaux, *tegmentum*), cervelet, moelle allongée, tractus optiques, ventricules, moelle épinière et « x » (toiles choroïdiennes, base des nerfs crâniens, hypophyse, sac vasculaire, méninges). Il faut également préciser que, pour la Carpe, la moelle allongée a été subdivisée en trois parties (moelle allongée *sensu stricto,* lobe facial et lobes vagaux) en raison du très grand développement des lobes vagaux pairs et du lobe facial impair, caractéristiques des Cypriniformes (Herrick, 1906 ; Evans, 1931).

Une autre particularité mérite d'être notée chez la Carpe : le grand développement de la valvule cérébelleuse par formation de deux lobes latéraux très étendus (Cyprinidtypus de Banarescu, 1957) provoque l'écartement des deux parties droite et gauche du *tectum mesencephalicum*, qui ne sont plus réunies que par une simple formation choroïdienne, le velum antérieur (Bertin, 1958). De plus, alors que chez la Truite et la Vieille, les tores longitudinaux sont de forme cylindrique, chez la Carpe, les tores sont aplatis ; d'après Davis et Miller (1967), cet aplatissement serait caractéristique des animaux qui vivent en eaux troubles (pl. I et II).

Résultats et discussion

1. Asymétrie

L'asymétrie a été calculée à partir des données fournies par les pesées des photogrammes des diverses structures droites et gauches. Les structures impaires (cervelet, lobe facial) ne figurent pas dans cette étude.

Le pourcentage de la moitié droite par rapport à la moyenne théorique (moyenne des moitiés droite et gauche) a été calculé ainsi que l'erreur standard pour cent (écart-type à la moyenne pour cent) (tabl. II). Chez *L. bergylta*, la moitié droite varie de 98,60 à 102,19 avec une moyenne de 100,38 $\pm$ 1,20 ; quatre des huit individus présentent une moitié droite plus importante. Chez *C. carpio*, la moitié droite varie de 98,86 à 100,59 avec une moyenne de 99,80 $\pm$ 0,59. Il est donc impossible de mettre en évidence une asymétrie fonctionnelle au niveau de l'encéphale dans son ensemble. En revanche, au niveau de certaines formations encéphaliques, une importante asymétrie apparaît :

— chez *L. bergylta*, au niveau du bulbe olfactif (entre 95,69 et 106,87), de la *pars ventralis* du télencéphale (entre 94,13 et 120,20), des ventricules (entre 92,84 et 109,22 et du tractus optique (entre 94,19 et 109,49) ;

— chez *C. carpio*, au niveau de la *pars ventralis* du télencéphale (entre 90,93 et 112,42), du tore longitudinal (entre 90,52 et 107,56), du tractus optique (entre 91,80 et 105,20) et des ventricules (entre 90,30 et 104,84). Cette grande variation est explicable soit par la petite taille de certaines structures (bulbe olfactif, tore longitudinal), soit par l'affaissement plus ou moins important des toiles choroïdiennes au moment de la dissection des encéphales, en ce qui concerne les ventricules, soit enfin par la section plus ou moins précise des tractus optiques en avant du chiasma. Il s'agit donc avant tout d'une asymétrie probablement due aux erreurs de méthodologie, ceci étant confirmé par les valeurs moyennes très proches de 100.

Tableau II. — Asymétrie de l'encéphale. Valeur des structures de la moitié droite en % de la valeur moyenne théorique.

	L. bergylta		*C. carpio*	
	Moyenne	ES %	Moyenne	ES %
Télencéphale	100,21	2,13	100,85	1,20
Bulbe olfactif	100,45	2,51	100,97	2,12
Hémisphère cérébral	100,20	2,14	100,80	1,57
Tel. *pars dorsalis*	100,08	2,24	100,86	1,76
Tel. *pars ventralis*	103,55	5,47	99,34	7,67
Diencéphale	100,53	1,12	100,67	1,33
Mésencéphale	100,42	1,22	98,92	1,98
Tectum mesencephalicum	100,81	1,56	98,58	2,29
Tore longitudinal	98,65	2,55	102,90	5,28
Tegmentum	98,68	2,37	98,99	2,73
Moelle allongée s.l.	99,13	1,43	99,52	2,46
Moelle allongée s.s.	—	—	100,58	1,61
Lobe vagal	—	—	99,41	3,18
Tractus optique	102,46	5,66	97,86	4,89
Ventricule	102,61	5,40	97,29	6,53
Encéphale	100,38	1,21	99,80	0,59

2. Volumes « frais » (volumes absolus)

A partir des pesées des photogrammes, le volume sur coupe se calcule en faisant intervenir le poids de l'unité de surface du papier photographique et la distance séparant deux niveaux.

Le poids encéphalique mesuré au moment de la dissection, divisé par le poids spécifique du tissu nerveux chez les poissons (1,0414 g/cm³) calculé par Chen (1931), permet d'obtenir le volume frais total. Le rapport volume frais/volume sur coupe fournit un coefficient de correction (ou coefficient de rétraction) K qui permet de calculer le volume frais des diverses structures étudiées. Ce coefficient de correction varie de 1,444 à 1,956 avec une moyenne de 1,772 chez *L. bergylta*, et de 1,733 à 1,979 avec une moyenne de 1,792 chez *C. carpio*. On constate que ces valeurs sont inférieures à celles qui avaient été obtenues chez *Salmo gairdneri* (2,034).

Les volumes absolus ainsi obtenus sont inutilisables directement, mais ils permettent de calculer les coefficients d'allométrie (AMR) liant chacune des subdivisions étudiées au poids somatique, d'une part pour les quatre individus les plus proches de la droite Pe/Ps (lot 1), et d'autre part pour l'ensemble des individus (lot 1 + lot 2). Les résultats sont consignés dans le tableau III.

Nous avions constaté, lors de l'étude de l'encéphale de *Salmo gairdneri*, que le coefficient d'allométrie Pe/Ps (0,468) était sensiblement différent de celui de Vc (volume encéphalique sans la moelle épinière et les formations extraencéphaliques « x »)/Ps (0,406) ;

Tableau III. — Corrélation liant au poids somatique les volumes frais des diverses formations encéphaliques (r : coefficient de corrélation ; AMR : pente de l'axe majeur réduit).

	Labrus bergylta Lot 1		*Labrus bergylta* Lot 1 + 2		*Cyprinus carpio* Lot 1		*Cyprinus carpio* Lot 1 + 2	
	r	AMR	r	AMR	r	AMR	r	AMR
Poids encéphalique	1,0000	0,486	0,9866	0,493	1,0000	0,456	0,9711	0,442
Volume encéphal. (—Me et x)	0,9999	0,482	0,9861	0,490	0,9966	0,419	0,9701	0,414
Télencéphale	1,0000	0,536	0,9808	0,554	0,9957	0,362	0,9317	0,371
Bulbes olfactifs	0,9937	0,609	0,9674	0,507	0,9961	0,467	0,9028	0,442
Hémisphères cérébraux	1,0000	0,532	0,9807	0,551	0,9958	0,302	0,9450	0,302
Tél. *pars dorsalis*	1,0000	0,531	0,9804	0,560	0,9919	0,295	0,9470	0,302
Tél. *pars ventralis*	0,9987	0,576	0,9388	0,465	0,9192	0,500	0,6944	0,414
Diencéphale	0,9996	0,472	0,9851	0,493	0,9843	0,351	0,9697	0,339
Mésencéphale	0,9993	0,437	0,9807	0,427	0,9877	0,245	0,9548	0,267
Tectum mesencephalicum	0,9987	0,434	0,9782	0,427	0,9805	0,234	0,9569	0,252
Tores longitudinaux	0,9985	0,471	0,9708	0,423	0,9891	0,346	0,9654	0,373
Tegmentum	0,9963	0,451	0,9885	0,426	0,9780	0,264	0,9255	0,294
Cervelet	0,9993	0,524	0,9848	0,528	0,9917	0,452	0,9700	0,462
Moelle allongée s.l.	0,9928	0,478	0,9885	0,473	0,9978	0,515	0,9717	0,487
Moelle allongée s.s.	—	—	—	—	0,9959	0,503	0,9758	0,491
Lobe facial	—	—	—	—	0,9975	0,476	0,9674	0,450
Lobes vagaux	—	—	—	—	0,9965	0,552	0,9563	0,508
Tractus optiques	0,9818	0,586	0,9667	0,555	0,9904	0,398	0,8848	0,489
Ventricules	0,9968	0,378	0,9878	0,458	0,9961	0,467	0,9738	0,452

cette différence avait été expliquée par le fait que les formations extraencéphaliques (x) prenaient d'autant plus d'importance que les individus étaient plus âgés. Chez *L. bergylta*, la pente de l'AMR est presque identique dans les deux cas (Pe/Ps = 0,486, Ve/Ps = 0,482), alors que chez *C. carpio*, le même phénomène se produit mais à un degré moindre (Pe/Ps = 0,456, Ve/Ps = 0,419).

Les coefficients d'allométrie (lot 1) varient fortement d'une structure à l'autre :

— chez la Vieille, de 0,378 pour les ventricules à 0,609 pour les bulbes olfactifs ;

— chez la Carpe, de 0,234 pour le toit mésencéphalique à 0,552 pour les lobes vagaux.

Ceci prouve que la croissance des diverses formations encéphaliques étudiées se fait à des vitesses différentes ; ce phénomène est confirmé par l'étude des volumes relatifs.

3. **Volumes relatifs**

Les volumes relatifs (tabl. IV et V) représentent le pourcentage de chaque structure par rapport au volume de l'encéphale proprement dit (sans tenir compte de la moelle épinière et des formations extraencéphaliques regroupées sous la rubrique « x ») sans les ventricules. Par ailleurs, le pourcentage des ventricules, de la moelle épinière et de « x » est calculé à partir du volume encéphalique total.

Cette étude des volumes relatifs confirme les dysharmonies de croissance mises en évidence par les importantes différences existant au niveau des droites d'allométrie des diverses structures ; ainsi, dans le cas de *L. bergylta*, le mésencéphale varie de 34,86 % chez l'individu le plus petit de l'échantillon (n° 5) à 21,6 % chez le plus gros ; de même le télencéphale varie de 17,34 % à 26,24 %. Chez *C. carpio*, des phénomènes identiques sont observés au niveau du cervelet et de la moelle allongée. En revanche, le pourcentage de certaines formations varie peu (diencéphale, cervelet chez la Vieille, diencéphale, lobes vagaux et bulbes olfactifs chez la Carpe).

Tableau IV. — *Labrus bergylta*. Volumes relatifs (en % de l'encéphale).

	5	1	2	6	3	7	4	8	Moyen.	ES %
Volumes relatifs en % du volume de l'encéphale sans les ventricules										
Tél.	17,34	18,64	20,99	22,98	22,61	26,22	23,19	26,24	22,28	14,40
b.o.	0,48	0,30	0,49	0,47	0,47	0,34	0,60	0,37	0,44	22,03
h. céréb.	16,85	18,34	20,50	22,50	22,14	25,89	22,59	25,88	21,84	14,76
Tél. p.d.	15,71	17,90	20,04	21,57	21,52	25,32	21,97	25,31	21,17	15,67
Tél. p.v.	1,14	0,44	0,46	0,93	0,62	0,57	0,62	0,57	0,67	36,60
Dien.	21,07	21,45	20,67	21,19	20,35	21,63	19,98	22,30	21,08	3,52
Més.	34,86	32,50	30,57	28,29	27,70	23,77	25,71	21,60	28,12	15,79
t. m.	28,36	27,26	26,11	24,04	23,56	19,71	21,12	17,80	23,49	16,09
t. l.	0,31	0,24	0,28	0,23	0,24	0,20	0,24	0,16	0,24	19,75
teg.	6,19	4,99	4,18	4,04	3,90	3,86	4,36	3,64	4,40	18,93
Cer.	15,17	15,73	18,45	17,92	19,14	17,47	18,69	19,45	17,75	8,79
m. a.	9,82	9,48	7,74	7,83	7,78	8,17	9,31	8,48	8,58	9,82
t. o.	1,74	2,20	1,59	1,80	2,42	2,74	3,13	1,93	2,19	24,53
Volumes relatifs en % du volume de l'encéphale, ventricules compris										
Ventr.	6,31	5,31	5,37	3,40	3,72	4,67	3,55	6,30	4,83	24,51
m. e.	2,87	3,50	3,34	2,65	3,49	3,65	4,47	4,50	3,56	18,62
x	4,18	2,87	3,26	3,80	3,98	4,96	4,83	4,00	3,98	17,79

Ces grandes variations de pourcentages observées pour certaines formations font douter de la valeur de la moyenne calculée (avant-dernière colonne des tableaux IV et V). En effet, lorsque l'étude quantitative des formations encéphaliques sera entreprise chez d'autres espèces de Téléostéens, un seul individu sera étudié et cet individu sera un « adulte » (c'est-à-dire un animal sexuellement mûr). Il faut donc uniquement tenir compte du volume relatif des structures encéphaliques des « adultes » qui sont pour les deux espèces les individus portant les numéros de protocole 3, 4, 7 et 8.

L'étude des relations encéphalo-somatiques chez les Poissons Téléostéens (Ridet, 1973 ; Ridet, Guézé, Platel et Bauchot, 1975) nous a permis de calculer le poids somatique moyen des « adultes » de *L. bergylta* et de *C. carpio*. Le point de la droite d'allométrie (AMR) volume encéphalique Ve/poids somatique Ps qui correspond à ce Ps moyen fournit

TABLEAU V. — *Cyprinus carpio*. Volumes relatifs (en % de l'encéphale).

	1	2	5	6	7	3	4	8	Moyen.	ES %
	Volumes relatifs en % du volume de l'encéphale sans les ventricules									
Tél.	12,86	11,91	13,83	10,88	10,50	11,30	10,48	10,90	11,58	10,45
b. o.	3,58	3,52	4,50	3,52	3,19	4,44	4,00	4,31	3,88	12,78
h. céréb.	9,28	8,39	9,33	7,36	7,32	6,86	6,48	6,59	7,70	14,97
Tél. p.d.	8,88	8,12	8,74	7,09	7,05	6,60	6,00	6,36	7,36	14,87
Tél. p.v.	0,40	0,26	0,59	0,27	0,26	0,26	0,48	0,23	0,35	38,62
Dien.	11,20	11,71	11,50	10,86	10,35	9,46	9,60	8,94	10,45	9,85
Més.	19,58	17,93	16,25	15,21	13,44	12,09	12,23	12,45	14,90	19,02
t. m.	13,59	12,80	11,74	10,77	9,48	8,51	8,05	8,37	10,42	20,50
t. l.	0,87	0,85	0,77	0,80	0,80	0,68	0,75	0,78	0,79	7,66
teg.	5,12	4,28	3,74	3,63	3,16	2,90	3,43	3,30	3,70	19,20
Cerv.	27,91	30,13	27,37	29,61	32,85	30,50	31,99	32,99	30,42	6,95
m. a. sl	27,51	27,48	30,52	32,75	32,18	35,69	34,93	33,70	31,84	9,81
m. a. ss	12,92	13,14	12,42	15,84	14,53	16,71	15,75	15,78	14,64	11,07
l. fac.	5,51	4,53	6,58	6,12	6,33	6,07	5,77	5,77	5,84	10,75
l. vag.	9,08	9,81	11,51	10,79	11,32	12,92	13,41	12,15	11,37	12,97
t. o.	0,95	0,84	0,54	0,69	0,67	0,94	0,79	1,03	0,81	20,52
	Volumes relatifs en % du volume de l'encéphale, ventricules compris									
Ventr.	6,84	5,44	7,19	7,69	7,24	7,14	6,91	7,18	6,95	9,50
m. e.	2,86	3,04	3,09	2,51	3,03	4,85	4,21	3,79	3,42	22,99
x	4,03	5,04	5,19	4,12	6,87	6,83	7,73	6,19	5,75	23,68

TABLEAU VI. — Organisation générale de l'encéphale de *Salmo gairdneri*, *Labrus bergylta* et *Cyprinus carpio*. Les diverses parties sont exprimées en % du volume encéphalique (sans les ventricules).

	S. gairdneri		*L. bergylta*		*C. carpio*	
	1	2	1	2	1	2
Télencéphale	8,33	12,37	17,89	23,41	12,89	10,70
Bulbes olfactifs	1,12	2,26	0,29	0,58	3,44	4,19
Hémisphères cérébraux	7,22	10,12	17,60	22,84	9,45	6,51
Tél. *pars dorsalis*	6,59	9,19	17,22	22,21	9,17	6,12
Tél. *pars ventralis*	0,63	0,93	0,38	0,63	0,28	0,38
Diencéphale	12,87	14,11	21,57	19,98	11,87	9,48
Mésencéphale	37,09	30,55	34,24	26,19	21,35	11,81
Tectum mesencephalicum	27,97	23,10	29,10	21,93	15,19	8,03
Tores longitudinaux	1,14	0,95	0,26	0,24	0,90	0,70
Tegmentum	7,98	6,50	4,87	4,03	5,26	3,08
Cervelet	25,57	24,65	15,66	19,28	27,74	31,46
Moelle allongée s.l.	14,39	15,59	8,77	8,39	25,26	35,64
Moelle allongée s.s.	—	—	—	—	12,12	16,37
Lobe facial	—	—	—	—	4,77	5,87
Lobes vagaux	—	—	—	—	8,37	13,40
Tractus optiques	1,74	2,72	1,59	2,74	0,90	0,91
Ventricules	7,11	9,15	6,35	3,59	5,93	7,00

1 : plus petit individu théorique ; 2 : adulte théorique.

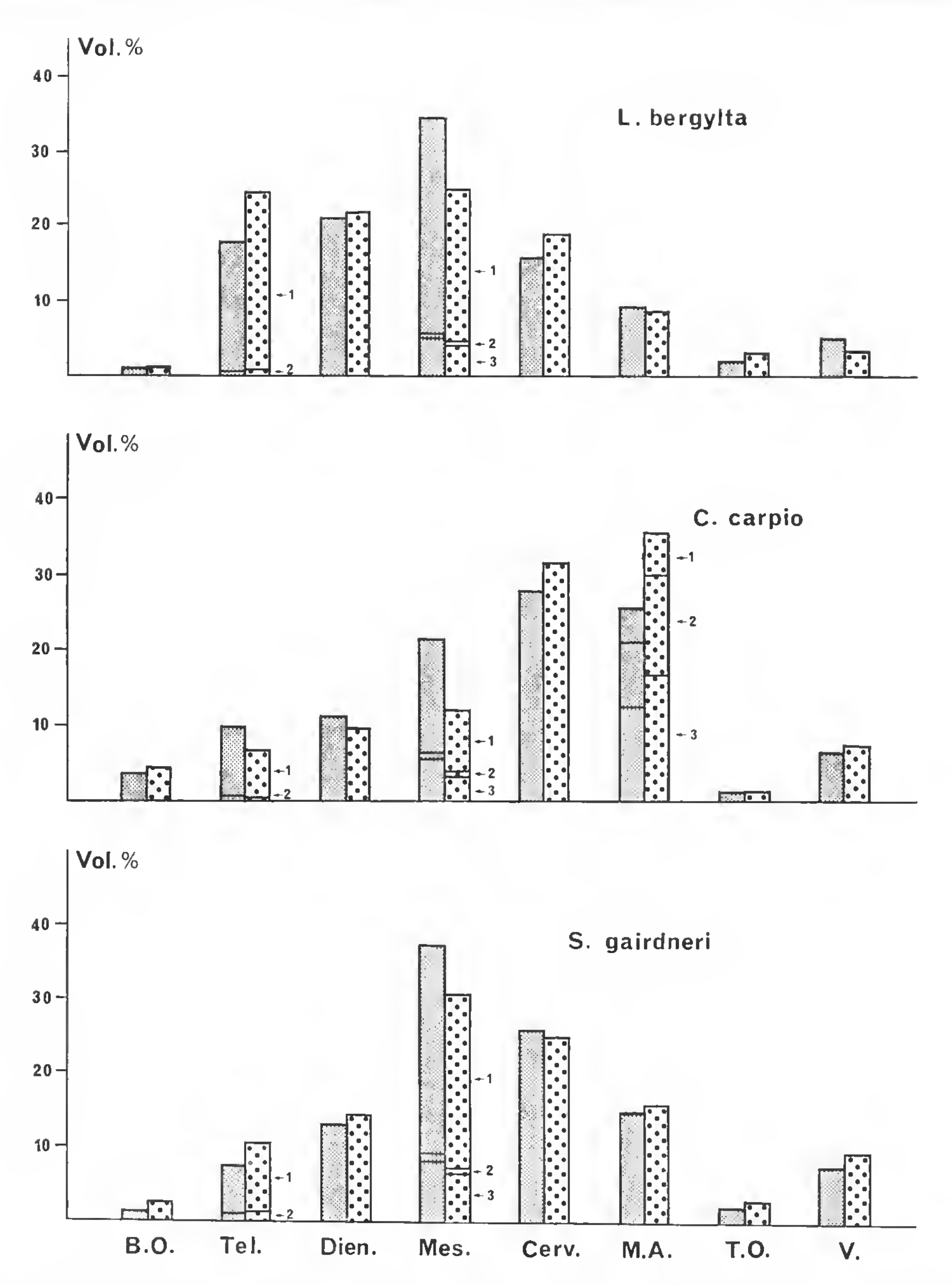


FIG. 4. — Représentation graphique du volume relatif des différentes structures encéphaliques étudiées chez *L. bergylta*, *C. carpio* et *S. gairdneri*.
En grisé : volumes relatifs chez le plus petit individu théorique ; en pointillés : volumes relatifs chez l' « adulte » théorique. Pour le télencéphale (Tel.), 1 : *pars dorsalis*, 2 : *pars ventralis*. Pour le mésencéphale (Mes.), 1 : *tectum mesencephalicum*, 2 : tores longitudinaux, 3 : *tegmentum*. Pour la moelle allongée (M.A.), 1 : lobe facial, 2 : lobes vagaux, 3 : moelle allongée sensu stricto.

alors un Ve moyen. Si l'on répète ce calcul pour chacune des structures, on obtient alors des volumes bruts qui sont ensuite transformés en volumes relatifs pour cent. Cette méthode permet de calculer les volumes relatifs des diverses formations encéphaliques de l' « adulte » théorique de l'espèce étudiée. Nous avons ainsi établi l'organisation quantitative de l'encéphale de l' « adulte » théorique non seulement chez *L. bergylta* et *C. carpio*, mais également chez *Salmo gairdneri*, à partir des résultats précédemment publiés (Ridet, Diagne, Bauchot et Platel, 1974). De la même façon, nous avons choisi, pour les trois espèces, l'individu qui possède le Ps le plus faible au sein de l'échantillon étudié (pour la Vieille, Ps = 2,1 g, pour la Carpe, Ps = 27,1 g et pour la Truite, Ps = 17,8 g) et nous avons calculé le volume correspondant pour chacune des structures étudiées. Cette méthode permet d'étudier la dysharmonie de croissance maximale qui existe au niveau des diverses structures. Le tableau VI fournit l'ensemble de ces résultats tandis que la figure 4 en donne la représentation graphique.

4. **Organisation générale de l'encéphale de** *Salmo gairdneri*, *Labrus bergylta* **et** *Cyprinus carpio* (tabl. V et VI ; fig. 4)

Télencéphale et diencéphale

Chez la Vieille, les formations télencéphaliques sont beaucoup plus importantes que chez les deux autres espèces, en particulier en ce qui concerne la *pars dorsalis* (22,21 % chez la Vieille contre 9,19 % chez la Truite et 6,12 % chez la Carpe). Il est trop tôt, vu le petit nombre d'espèces étudiées à ce jour, pour émettre une hypothèse sérieuse à ce sujet ; il est cependant raisonnable de penser, malgré les réserves formulées par Lissner (1923) quant à l'influence des facteurs écologiques sur la structure de l'encéphale des Téléostéens, que le développement du télencéphale est en rapport avec le niveau évolutif de l'espèce. En effet, alors que *S. gairdneri* et *C. carpio* sont parmi les moins évolués des Téléostéens, au contraire *L. bergylta*, Poisson Acanthoptérygien, présente un niveau d'évolution très élevé. Les mêmes observations peuvent être faites en ce qui concerne le diencéphale.

Il faut également noter l'importance des bulbes olfactifs chez la Carpe (4,19 % du volume total) qui représentent environ 40 % du volume télencéphalique, alors que chez la Truite, ils ne représentent que 18 % et chez la Vieille, seulement 2,5 % (on peut donc estimer que *L. bergylta* est un animal microsmatique). Ceci s'explique par le fait que la Carpe vit dans des eaux plus ou moins troubles et que l'olfaction a un rôle primordial chez cet animal. Au contraire, chez les deux autres espèces, c'est la vue qui prédomine comme nous allons le voir.

Mésencéphale

Une importante différence apparaît au niveau du mésencéphale entre les individus les plus jeunes et les « adultes » ; en effet, le mésencéphale des jeunes individus représente un pourcentage beaucoup plus élevé. Cette différence se situe essentiellement au niveau du *tectum mesencephalicum* et, à un degré moindre, au niveau du *tegmentum*. Si la Truite et la Vieille possèdent un mésencéphale important (plus de 20 % du volume total), il n'en est pas de même pour la Carpe. Davis et Miller (1967) ont classé, à la suite de Evans

(1931, 1932) et Bhimachar (1935), les Poissons Téléostéens en plusieurs catégories, en fonction de leur comportement alimentaire :

— les « mouth tasters » (buccogustatifs) qui possèdent de nombreux bourgeons gustatifs dans la cavité buccale ;

— les « skin tasters » (tégumentogustatifs) chez qui les bourgeons du goût se trouvent sur les lèvres, les barbillons ou l'ensemble du corps ;

— les « sight feeders » (chasseurs à vue) pour qui la vue joue un rôle essentiel dans la recherche de nourriture.

Les « sight feeders » possèdent un toit mésencéphalique très développé, ce qui est le cas de *S. gairdneri* et de *L. bergylta*. En effet, la Truite, animal chasseur, possède une vue très développée ; en revanche, la Vieille a un régime carnivore mais ne peut être qualifiée de poisson chasseur car elle se nourrit essentiellement de vers et de petits crustacés. Cependant cet animal vit dans des eaux claires et il est logique de penser que la vue joue un rôle prépondérant dans la recherche de sa nourriture (les renseignements sur le comportement alimentaire de cette espèce sont, à notre connaissance, peu nombreux). La Carpe est une espèce dont le comportement alimentaire est bien connu grâce aux travaux de Evans (1931) et de Sato (1941). Il s'agit d'un « mouth taster » (buccogustatif). Nous verrons plus loin l'influence d'un tel comportement sur le développement du rhombencéphale. Le mésencéphale, tout comme les tractus optiques, est peu développé chez les espèces qui possèdent ce type de comportement (la Carpe est un animal microptique).

Cervelet

Le cervelet est composé, chez les Poissons Téléostéens, de deux parties dont le rôle est très différent : la valvule cérébelleuse et le cervelet proprement dit.

La valvule cérébelleuse représente 15,4 % ± 1,1 du volume total du cervelet chez *L. bergylta*, 12,5 % ± 1,4 chez *S. gairdneri* (ce qui équivaut à 3 % environ du volume encéphalique) alors que, chez *C. carpio*, la valvule cérébelleuse atteint 53,7 % ± 3,7 du volume cérébelleux (16,77 % du volume total). Or, cette valvule cérébelleuse est en rapport étroit avec les centres gustatifs de la moelle allongée (Bertin, 1958) ; nous verrons que ces centres sont très développés chez la Carpe.

Quant au cervelet proprement dit, centre coordinateur de la motricité, il est d'autant plus développé que les mouvements de l'animal sont plus complexes ; Lissner (1923) a noté un accroissement du cervelet au sein d'un même groupe quand on passe d'une espèce sédentaire (Corégone, Salmonidé de lac) à une espèce migratrice (Truite ou Saumon).

Chez la Carpe, poisson sédentaire et lent, le cervelet proprement dit ne représente que 14,7 % du volume encéphalique alors que chez la Vieille, poisson marin capable de déplacements d'amplitude moyenne (marée, migration en profondeur au moment de la reproduction), le cervelet représente 16,3 % du volume total, et chez la Truite, poisson migrateur, le cervelet atteint 21,6 % du volume encéphalique.

Moelle allongée

C'est chez *C. carpio* que cette structure prend un très grand développement (35,64 % du volume total) ; ceci est essentiellement dû à l'hypertrophie des lobes vagaux (noyaux des nerfs vagaux et glossopharyngiens). Ce phénomène est très fréquent chez les Cypri-

niformes ainsi que le développement du lobe facial (noyaux des nerfs faciaux soudés en une structure impaire). Ce lobe facial prend une grande extension chez les poissons appelés « skin tasters » (tégumentogustatifs) par EVANS (1931) ; chez les Cypriniformes, il s'agit des espèces possédant des barbillons bien développés (*Gobio fluviatilis*, *Barbus barbus*, etc.). En revanche, les lobes vagaux sont développés chez les poissons qui possèdent de nombreux bourgeons du goût dans la cavité pharyngienne (« mouth tasters ») ; il s'agit surtout d'espèces de Cypriniformes chez qui les barbillons sont peu importants (*C. carpio*) ou absents (*Carassius carassius*, *Abramis brama*).

Le rhombencéphale de *C. carpio* représente à lui seul plus de 67 % de l'ensemble, alors que chez la Truite, il ne représente que 40 % et chez la Vieille seulement 27 % du volume encéphalique total.

5. Étude de la variabilité intraspécifique des volumes encéphaliques

L'erreur standard pour cent (écart-type rapporté à la moyenne pour cent) a été retenue pour évaluer la variabilité intraspécifique des volumes des diverses formations encéphaliques. Cette erreur standard % (ES%) permet de mesurer la dispersion de la série de données par rapport à la moyenne.

On peut calculer l'erreur standard pour cent à partir de trois catégories de résultats : volumes relatifs en %, indices $\frac{b}{b^o}$ calculés à partir de la droite d'allométrie (AMR) de l'encéphale dans son ensemble (Ve/Ps), ou indices $\frac{b}{b^o}$ calculés pour chaque structure à partir de l'axe majeur réduit de cette structure (Tel/Ps, Dien/Ps, etc.).

— Le calcul de la variabilité à partir des volumes relatifs a été rejeté par BAUCHOT et PLATEL (1971) qui ont constaté chez le Scinque une variabilité de 6 % lorsque le calcul est effectué par cette méthode, alors que le calcul de la variabilité par la méthode des indices fournit une ES% de 11,5, ce qui équivaut à une différence voisine de 100 %. On minimise donc de façon importante la variabilité propre à l'espèce étudiée ; ceci est sans doute dû au fait que chacun des points est ramené artificiellement sur une droite isométrique (de pente 1), ce qui élimine la distance existant réellement entre la droite et les points étudiés. Un tel fait a également été constaté chez *S. gairdneri* avec dans le premier cas une variabilité de 13 % et dans le second de 18,6 %, soit une sous-estimation voisine de 40 %. Cette méthode n'a donc pas été retenue dans la présente étude.

Le choix entre les deux autres méthodes est plus délicat :

— La méthode qui consiste à utiliser les indices $\frac{b}{b^o}$ calculés à partir des droites spécifiques à chaque structure semble de prime abord la plus logique ; on devrait en effet obtenir une variabilité vraie (les variations dues aux dysharmonies de croissance de chaque structure se trouvent éliminées). Cependant, pour certaines structures, la valeur de la droite d'allométrie est sujette à caution ; en effet, comme il a déjà été signalé par ailleurs, des formations telles que la *pars ventralis* du télencéphale (4 niveaux chez *L. bergylta*, 3 chez *C. carpio*), les tractus optiques (5 niveaux dans le cas de la Carpe), les bulbes olfactifs (5 niveaux dans le cas de la Vieille), ne sont représentés que par un petit nombre de niveaux ; de ce

fait, l'erreur due à la méthode est importante. Les droites d'allométrie propres à chacune des formations étudiées doivent donc être considérées comme une indication de la dysharmonie de croissance de ces structures et non comme des valeurs suffisamment sûres pour le calcul de la variabilité. De plus, chaque droite est la résultante de droites d'allométrie de structures plus petites et il n'y a pas plus de raisons d'utiliser une telle droite plutôt que la droite d'allométrie globale de l'encéphale (Ve/Ps), sauf dans le cas où il s'agirait de l'étude d'un seul noyau encéphalique. C'est pourquoi la droite d'allométrie globale de l'encéphale dans son ensemble, qui présente une plus grande sécurité, sera retenue pour le calcul de la variabilité intraspécifique des formations encéphaliques.

Le tableau VII fournit l'ES% calculée chez *S. gairdneri*, *L. bergylta* et *C. carpio* à partir soit des droites propres à chaque formation encéphalique (colonne 1) soit à partir de la droite globale de l'encéphale (colonne 2) ; la dernière colonne indique la variabilité moyenne calculée à partir des droites globales Ve/Ps des 3 espèces étudiées (moyenne des colonnes 2) ; cette moyenne sera utilisée dans les études futures. On constate qu'il n'existe pas de grandes différences, que l'on utilise l'une ou l'autre méthode ; en revanche, une étude de la variabilité de l'échantillon dans son ensemble (les 4 « adultes » qui ont conduit au tableau VII plus les 4 juvéniles) laisse apparaître dans certains cas d'importantes différences suivant la méthode utilisée : par exemple, chez *L. bergylta*, la *pars ventralis* du télencéphale montre une erreur standard % de 29,6 avec la droite Ve/Ps alors que l'ES% est de 53 avec la droite *pars ventralis*/Ps.

Tableau VII. — Variabilité intraspécifique des diverses formations encéphaliques.

	S. gairdneri		*L. bergylta*		*C. carpio*		Moyenne
	1	2	1	2	1	2	
Encéphale	13,9	14,0	17,9	17,9	13,4	13,4	15,1
Télencéphale	26,5	25,3	25,1	21,0	15,4	15,3	20,5
Bulbes olfactifs	24,0	22,6	33,2	29,0	25,0	25,1	25,6
Hémisphères céréb.	25,5	26,3	25,1	21,3	10,2	10,1	19,2
Tel. *pars dorsalis*	28,3	27,2	25,1	21,5	11,1	11,1	19,9
Tel. *pars ventralis*	19,3	20,3	25,5	18,4	39,7	40,3	26,3
Diencéphale	21,9	21,3	17,7	18,5	7,7	7,5	15,8
Mésencéphale	15,0	16,5	19,8	22,6	11,9	11,2	16,8
Tectum mesencephalicum	16,5	17,9	19,8	23,3	10,4	10,0	17,1
Tores longitudinaux	22,5	23,8	28,2	28,8	15,0	14,5	22,4
Tegmentum	11,9	13,0	18,5	20,7	17,5	16,4	16,7
Cervelet	15,1	15,1	17,6	14,1	14,2	14,3	14,5
Moelle allongée	14,6	13,8	17,6	17,9	15,4	16,9	16,2
Tractus optiques	23,2	18,7	37,8	31,9	31,0	31,0	27,2
Ventricules	14,8	13,9	25,3	17,9	13,4	13,5	15,1
Moyenne	19,5	19,3	23,6	22,0	16,4	16,2	19,1

1 : ES % calculée à partir des droites propres à chaque structure ; 2 : ES % calculée à partir de la droite globale de l'encéphale.

Les résultats consignés dans le tableau VII demandent quelques commentaires : on constate que la variabilité (dernière colonne) est plus importante pour les formations les plus petites, c'est-à-dire celles qui sont représentées par un nombre restreint de niveaux (bulbes olfactifs, *pars ventralis* du télencéphale, tores longitudinaux et tractus optiques) ; les structures représentées par un grand nombre de niveaux (en général plus de 10) montrent une variabilité très inférieure à la moyenne (19,1 %). Il est donc logique de considérer, avec Bauchot et Platel (1971), que cette variabilité élevée des petites formations est liée à la méthode employée. Cependant la méthodologie utilisée dans les études à venir chez d'autres espèces de Poissons Téléostéens sera identique à celle qui a été employée au cours du présent travail ; par conséquent, la variabilité devrait être identique.

Conclusion

La présente étude nous a permis de calculer une variabilité moyenne qui sera utilisée dans de futurs travaux de neuroanatomie quantitative chez les Téléostéens.

Les grandes variations observées chez les trois espèces étudiées, si elles ne permettent pas encore de tirer des conclusions très complètes, laissent présager d'importantes différences liées soit au milieu, soit au comportement (au niveau du mésencéphale et du rhombencéphale en particulier), soit au niveau évolutif (télencéphale et diencéphale) des espèces étudiées.

Il semble que les grandes subdivisions encéphaliques choisies soient suffisantes pour l'étude comparée entreprise à partir d'un très grand nombre d'espèces de Poissons Téléostéens. L'examen de structures plus fines pourra alors être envisagé dans une seconde étape.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Banarescu, P., 1957. — Vergleichende Anatomie und Bedeutung der *Valvula Cerebelli* der Knochenfische. *Revue Biol.*, **2** : 255-276.

Bauchot, R., 1963. — L'architectonique comparée, qualitative et quantitative du diencéphale des Insectivores. *Mammalia*, **27** (suppl. 1) : 1-400.

— 1966. — Le développement phylogénétique du thalamus chez les Insectivores. *In* : Evolution of the forebrain. Hassler R. and H. Stephan ed., Thieme, Stuttgart : 346-366.

Bauchot, R., et R. Platel, 1971. — Aspects quantitatifs de l'encéphale de *Scincus scincus* (L.) (Reptilia, Sauria, Scincidae). Étude de la variabilité intraspécifique. *Zool. Anz.*, **187** : 147-174.

Bauchot, R., R. Platel, J.-M. Ridet et M. Thireau, 1973. — L'encéphale de *Salmo gairdneri* Richardson (Truite Arc-en-ciel) (Pisces, Teleostei, Salmonidae). Recherche d'une grandeur de référence pour des études quantitatives. *Acta Zool.*, **54** : 53-64.

Bauchot, R., et H. Stephan, 1968. — Étude des modifications encéphaliques observées chez les Insectivores adaptés à la recherche de nourriture en milieu aquatique. *Mammalia*, **32** : 228-275.

Bertin, L., 1958. — Système nerveux des Poissons. *In* : P.-P. Grassé, Traité de Zoologie, XIII, Masson, Paris : 202-332.

Bhimachar, B. S., 1935. — A study of the correlation between the feeding habits and the structure of the hind brain in the south indian cyprinoid fishes. *Proc. R. Soc.*, London, **117** (B) : 258-272.

Chen, C., 1931. — The specific gravity of various body (parts, organs and tissues) of wild and domesticated goldfish (*Carassius auratus*). *Biol. gen.*, **7** : 555-574.

Cohen, D. M., 1970. — How many recent fishes are there ? *Proc. Calif. Acad. Sci.*, **38** : 341-346.

Davis, B. J., and R. J. Miller, 1967. — Brain patterns in minnows of the genus *Hybopsis* in relation to feeding habits and habitat. *Copeia*, **1** : 1-39.

Evans, H. M., 1931. — A comparative study of the brains in british Cyprinoids in relation to their habits of feeding with special reference to the anatomy of the medulla oblongata. *Proc. R. Soc.*, London, **108** (B) : 223-257.

— 1932. — Further observations on the medulla oblongata of Cyprinoids and a comparative study of the medulla of Clupeoids and Cyprinoids with special reference to the acoustic tubercles. *Proc. R. Soc.*, London, **111** (B) : 247-280.

Greenwood, P. H., D. E. Rosen, S. H. Weitzman and G. S. Myers, 1966. — Phyletic studies of teleostean fishes, with a provisional classification of living forms. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, **131** : 339-456.

Herrick, C. J., 1906. — On the centers for taste and touch in the medulla oblongata of fishes. *J. comp. Neurol.*, **16** : 403-409.

Lissner, H., 1923. — Das Gehirn der Knochenfische. Wissensch. Meeresunters. *Abt. Helgoland.*, n. sér., **14** : 127-188.

Muus, B. J., et P. Dahlström, 1968. — I — Guide des poissons de mer et pêche. II — Guide des poissons d'eau douce et pêche. Delachaux et Niestlé, Neuchâtel.

Ridet, J.-M., 1973. — Les relations encéphalo-somatiques chez les Poissons Téléostéens. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, *Paris*, sér. D, **276** : 1437-1440.

Ridet, J.-M., M. Diagne, R. Bauchot et R. Platel, 1974. — Étude quantitative intraspécifique des principales subdivisions encéphaliques de la Truite arc-en-ciel, *Salmo gairdneri* Richardson (Pisces, Teleostei, Salmonidae). *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, *Paris*, n° 224, Zool. 152 : 673-703.

Ridet, J.-M., P. Guézé, R. Platel et R. Bauchot, 1975. — L'allométrie pondérale encéphalo-somatique chez les poissons Téléostéens des côtes réunionnaises. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, *Paris*, sér. D, **280** : 109-112.

Sato, M., 1941. — A comparative observation of the hind brain of fish posseding barbels, with special reference to their feeding habits. *Sci. Rep. Tôhoku Univ.*, Biol., **16** : 157-164.

Stephan, H., and P. Pirlot, 1970. — Volumetric comparisons of brain structures in bats. *Z. Zool. Systemat. Evol. Forsch.*, **8** : 200-236.

Tessier, G., 1948. — La relation d'allométrie ; sa signification statistique et biologique. *Biometrics*, **4** : 14-53.

Manuscrit déposé le 5 février 1975.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., *Paris*, 3e sér., n° 340, nov.-déc. 1975, Zoologie 242 : 1369-1389.

Achevé d'imprimer le 27 février 1976.

IMPRIMERIE NATIONALE

5 564 004 5

Recommandations aux auteurs

Les articles à publier doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés d'un résumé en une ou plusieurs langues. L'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué figurera sur la première page, en note infrapaginale.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait).

Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre; les tableaux compliqués devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme une figure.

Les *références bibliographiques* apparaîtront selon les modèles suivants :

Bauchot, M.-L., J. Daget, J.-C. Hureau et Th. Monod, 1970. — Le problème des « auteurs secondaires » en taxionomie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **42** (2) : 301-304.

Tinbergen, N., 1952. — The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

Les *dessins* et *cartes* doivent être faits sur bristol blanc ou calque, à l'encre de chine. Envoyer les originaux. Les *photographies* seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge et les légendes seront regroupées à la fin du texte, sur un feuillet séparé.

Un auteur ne pourra publier plus de 100 pages imprimées par an dans le *Bulletin*, en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Secrétariat, avec son manuscrit. Les « corrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail. Ils pourront obtenir à leur frais des fascicules supplémentaires en s'adressant à la Bibliothèque centrale du Muséum : 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris.


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST.NAT.